

- Roels H. The effect of some pituitary hormones on volume and DNA-content of cell nuclei of the adrenal cortex in hypophysectomized castrated rats. — Exptl. cell. res., 1963b, vol. 31, No 3, p. 407.
- Salisbury G. W. a. Baker F. N. Effects of hydrolysis time, age of stain, and freezing of the cells on the Feulgen-DNA content of bovine spermatozoa. — J. dairy sci., 1962, vol. 45, No 5, p. 673.
- Salisbury G. W., Ladge I. R. a. Baker F. N. Effects of age of strain hydrolysis time, and freezing of the cells on the Feulgen-DNA content of bovine spermatozoa. — J. dairy sci., 1969, vol. 47, No 2, p. 165.
- Sandritter W., Yobst L., Rorow K. u. Rosseimann. Zur Kinetik der Feulgen-reaktion bei verlangerter Hydrolysezeit. — Histochemie, 1965, vol. 4, No 5, p. 420.

ИЗУЧЕНИЕ МЕЙОЗА У ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ РЕДИСА (*RAPHANUS SATIVUS* VAR. *RADICOLA* PERS.)

Т. С. Фадеева, Н. Дайял

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

Важнейшее биологическое значение мейоза заключено в способности хромосом конъюгировать, поэтому одной из основных задач цитогенетики является изучение процесса конъюгации и его генетического контроля. Но функциональная регуляция мейотических процессов трудно доступна для экспериментальных исследований, поэтому для изучения генетической регуляции мейоза большое значение имеет изучение аберрантных мейозов и генетически детерминированных отклонений в ходе мейоза (мутаций).

В этом плане интересны работы по изучению характера конъюгации хромосом у растений разных видов и в популяциях одного вида.

В популяциях перекрестноопыляющихся растений характер конъюгации хромосом, и именно частота хиазм, имеет для данной популяции определенные пределы варьирования и может рассматриваться как адаптивный признак, обеспечивающий оптимальный уровень рекомбинаций. Это свойство в популяции, вероятно, поддерживается гетерозиготностью, поскольку принудительное самоопыление растений нормальной гетерозиготной популяции приводит к возникновению несбалансированной генетической системы: в инбредированной популяции снижается фертильность растений, их мощность и т. д. (Darwin, 1876; Jones, 1939; Müntzing, 1945; Fisher, 1949; Sybenga, 1958; Нарбут, 1961; Fröst, 1963, и др.).

Дарлингтон и Мазер (Darlington a. Mather, 1949) высказали предположение, что возникновение несбалансированной генетической системы служит причиной нарушений и в мейозе у инбредных линий по сравнению с исходной аллогамной популяцией. Как одно из нарушений мейоза у инбредных поколений показано снижение числа хиазм; впервые это изучено на ржи Ламмом (Lamm, 1936), Кахидзе (1939), Мюнтцингом и Акдик (Müntzing a. Akdik, 1948), Ризом (Rees, 1955) и др. Это обнаружено на кукурузе (Jones, 1939; Clark, 1942; Zečević, 1960, 1961), на еже сборной (Myers, 1948; Jones, 1967, 1968 и др.).

В исследованиях показаны понижение частоты хиазм у инбредных поколений и уменьшение степени прокрашиваемости хромосом, что, возможно, связано с качественными или количественными изменениями ДНК хромосом. Обнаружено также образование большего числа палочковидных бивалентов, формирование мостов с фрагментами и без фрагментов и другие аномалии мейоза у инбредных линий.

На основании этих данных можно предположить наличие структурных различий (по некоторым хромосомам) между инбредными ли-

ниями, происходящими от одной популяции. Эти различия, вероятно, возникают как следствие структурной гетерозиготности исходной популяции.

Особенности поведения хромосом в мейозе у растений аллогамной популяции по сравнению с популяцией, подвергшейся инбридингу, изучены для небольшого числа видов. Представляет большой интерес изучить данное явление у других перекрестноопыляющихся, а также и у самоопыляющихся растений. Это весьма интересно проанализировать, так как имеются данные о том, что изменение системы воспроизведения от самоопыления к перекрестному опылению также приводит к ненормальному поведению хромосом, очевидно в результате несбалансированности новой гетерозиготы (Rees, 1961).

В данном сообщении приводятся результаты изучения особенностей мейоза у инбредных линий редиса по сравнению с исходной сортовой популяцией. Редис — перекрестноопыляющееся растение, и депрессия при инбридинге выражена у него достаточно отчетливо (Нарбут, 1961, 1964), но в меньшей степени, чем у ржи. Значительные нарушения в ходе мейоза у инбредных линий редиса описаны С. И. Нарбут с сотрудниками (1967), однако детально ход мейоза у этих линий не изучен и, в частности, не изучена частота возникновения хиазм.

Материал и методика. Материал для работы был предоставлен старшим научным сотрудником нашей лаборатории С. И. Нарбут, которая на протяжении ряда лет вела работу по созданию инбредных линий редиса (1967).

В нашей работе использованы сорт Сакса и две линии седьмого и десятого инбредных поколений, ЛС-337/24 и ЛС-337/25, выделенные от сорта. По данным С. И. Нарбут (1971), линия ЛС-337/24 характеризуется желто-зелеными листьями и способностью формировать на корнеплоде опухоль, линия ЛС-337/25 с нормальной окраской листа, опухоль не образует; обе линии менее фертильны, чем сортовая популяция.

Материал, фиксированный в 1967 г. в смеси Карнуа, хранился в 70%-ном спирте, в 1971 г. перефиксирован смесью Карнуа с добавлением FeCl_3 в течение 2-х часов, окраска проводилась 2%-ным ацетокармином. Исследовались все пыльники бутона. В 1970 г. фиксировали материал смесью Карнуа (3:1) с добавлением нескольких капель FeCl_3 . От каждого растения исследовали по два бутона. Время фиксации — с 11 ч до 13 ч в июле. Для изучения частоты хиазм проводилась зарисовка мейотических пластинок в диакинезе и метафазе I, на которых были четко видны биваленты с хиазмами.

Результаты. Растения инбредных линий редиса характеризуются по сравнению с исходным сортом малой чувствительностью хромосом к реактиву Шиффа даже на стадии метафазы I, когда хромосомы обычно сильно окрашиваются по Фельгену. На наших препаратах хромосомы инбредных линий очень слабо окрашивались реактивом Шиффа.

Ход мейоза

У редиса тычинки цветка развиваются одновременно. Вместе с этим в пределах одного бутона мейоз проходит не синхронно, что особенно характерно для инбредных линий. Растения инбредных линий демонстрируют большие аномалии в ходе мейоза. Процент аномальных пластинок в ана- и телофазах обоих делений мейоза очень высок (табл. 1).

Нарушение в ходе мейоза принято подразделять на два типа: 1) нарушение меньшей степени — плохая ориентация бивалентов, слияние хромосом и др.; 2) нарушения большей степени — ненормальные

Таблица 1

Характеристика первого и второго делений мейоза в материнских клетках пыльцы у сорта Сакса и двух инбредных линий (1967 г.)

Наименование сорта и линий	Число изученных ядер	Первое деление							Число клеток с нарушениями	% нарушений в I делении мейоза	Второе деление			Число клеток с нарушениями	% нарушения во II делении мейоза
		Профаза 1			M-I	A-I	T-I	M-II			A-II	T-II			
		Пахитена	Диплотена	Диакinesis											
Сорт	2337	—	—	—	75	217	515	7	0,96	750	490	290	11	1,41	
ЛС-337/25	2011	25	60	310	256	800	125	137	14,8	340	110	39	25	14,0	
ЛС-337/24	2594	200	350	860	312	285	17	53	17,5	85	235	260	87	15,0	

биваленты, присутствие лаггардов, необычное расхождение хромосом в ана- и телофазах обоих делений и формирование мостов с фрагментами или без фрагментов (рис. 1).

У растений сортовой популяции мейоз идет сравнительно нормально. В диакинезе и метафазе I можно видеть 9 отдельных бивалентов, которые расходятся вполне нормально в первом делении мейоза. Во втором делении мейоза также не обнаружено значительных нарушений. Отдельные нарушения первого типа найдены у растений сорта в некоторых материнских клетках пыльцы (МКП) в небольшом числе, процент нарушений здесь составляет 0,96% в первом и 1,41% во втором делениях.

Иную картину наблюдали у растений инбредных линий. В первом и втором делениях мейоза отмечено большое число нарушений — процент материнских клеток пыльцы (МКП) с нарушениями 14—17%. Биваленты во многих МКП ориентированы неправильно, в некоторых МКП в метафазе I наблюдали кольца. В анафазе I часто встречались лаггарды, особенно у «нормально-зеленой» линии ЛС-337/25. Расхождение хромосом в анафазе I во многих МКП неравное и нерегулярное, иногда многополюсное. Формирование одиночных и двойных мостов наблюдали у обеих инбредных линий, но чаще у «нормально-зеленой» линии, чем у «желто-зеленой». Второе мейотическое деление у линий также протекает с нарушениями, в ана- и телофазе можно видеть лаггарды и неравное расхождение хромосом, но никогда не наблюдались «мосты» с фрагментами (рис. 2).

Частота хиазм

Как следует из проведенных исследований, самой отличительной характеристикой диакинеза и метафазы I инбредных линий по сравнению с сортом является значительное снижение у них частоты хиазм. Средняя частота хиазм в МКП в диакинезе у сорта по данным 1967 г. равна $20,33 \pm 0,15$ и $2,24 \pm 0,01$ на бивалент, тогда как у линии ЛС-337/24 («желто-зеленая») и ЛС-337/25 («нормально-зеленая») она равна $18,26 \pm 0,20$ на МКП и $2,03 \pm 0,02$ на бивалент и $17,31 \pm 0,23$ на МКП и $1,92 \pm 0,002$ на бивалент, соответственно.

Анализ данных говорит о достоверности различий по этому показателю между линиями и между линиями и сортом (табл. 2). Данные 1971 г. очень близки к результатам 1967 г. Наибольшее число хиазм имеют сорта и достоверно меньше хиазм на МКП и на бивалент у инбредных линий.

Подобная картина сохраняется и в метафазе I (табл. 3). Частота хиазм в МКП у сортовой популяции в метафазе I равна $17,40 \pm 0,10$

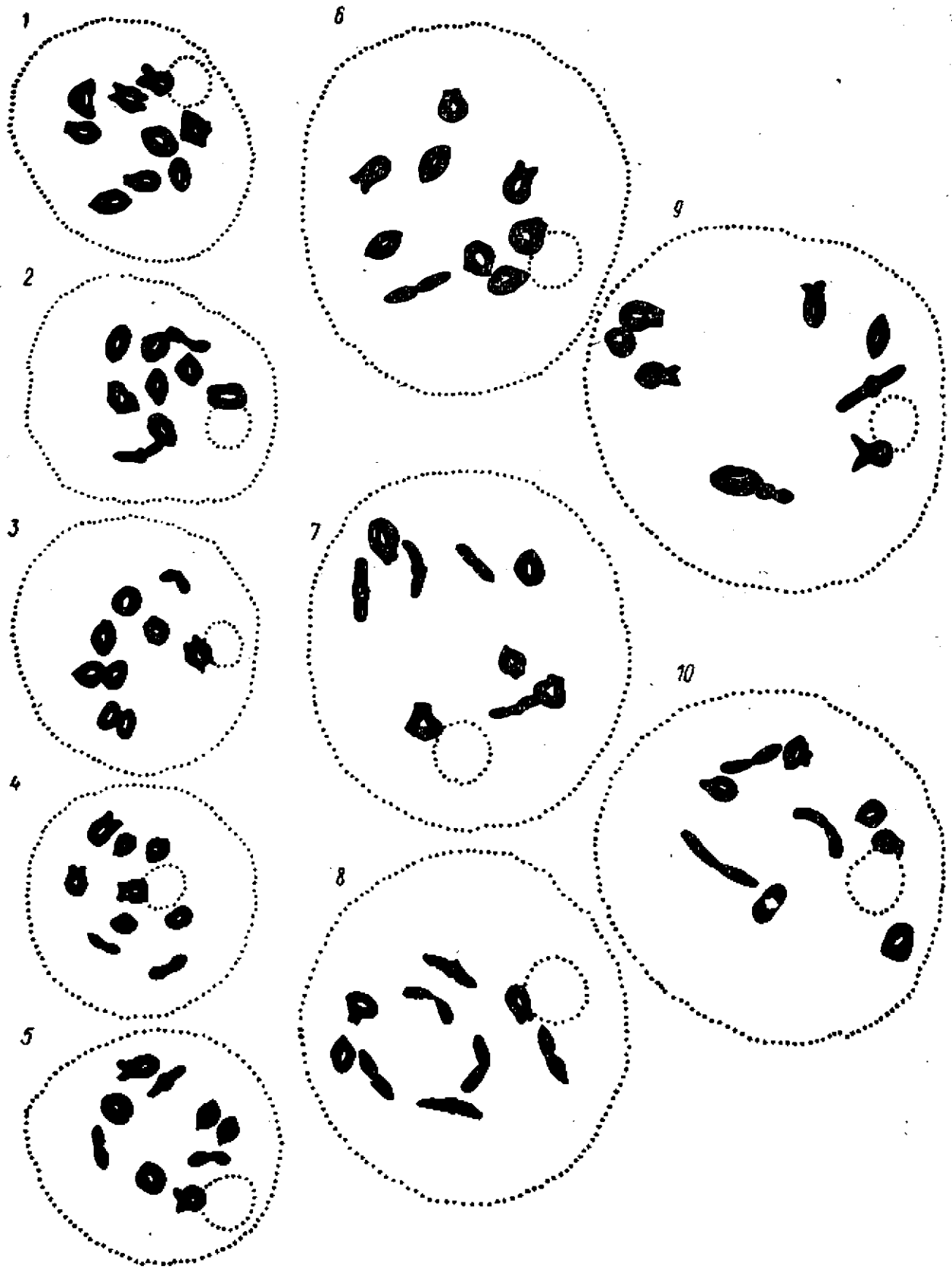


Рис. 1. Мейотические пластинки в МКП у редиса на стадии диакинеза.
 1 — 2 — сорт Сакса (об. 100, ок. 10); 3 — 5 — ЛС-337/24 (об. 100, ок. 10); 6 — 10 — ЛС-337/25 (об. 100, ок. 12,5). Видны палочковидные биваленты.

на клетку и $1,93 \pm 0,01$ на бивалент, тогда как у инбредных линий ЛС-337/24 и ЛС-337/25 она соответственно равна $14,9 \pm 0,16$ на клетку и $1,65 \pm 0,01$ на бивалент и $14,6 \pm 0,19$ на клетку и $1,65 \pm 0,02$ на бивалент. Разница статистически существенна и указывает на отличие линий и сорта, на уменьшение различий между линиями в метафазе I по сравнению с диакинезом. В 1971 г. получены сходные результаты. Следует отметить, что к 1971 г. наметилась тенденция относительного снижения числа хиазм у депрессивной линии ЛС-337/24 по сравнению с линией ЛС-337/25.

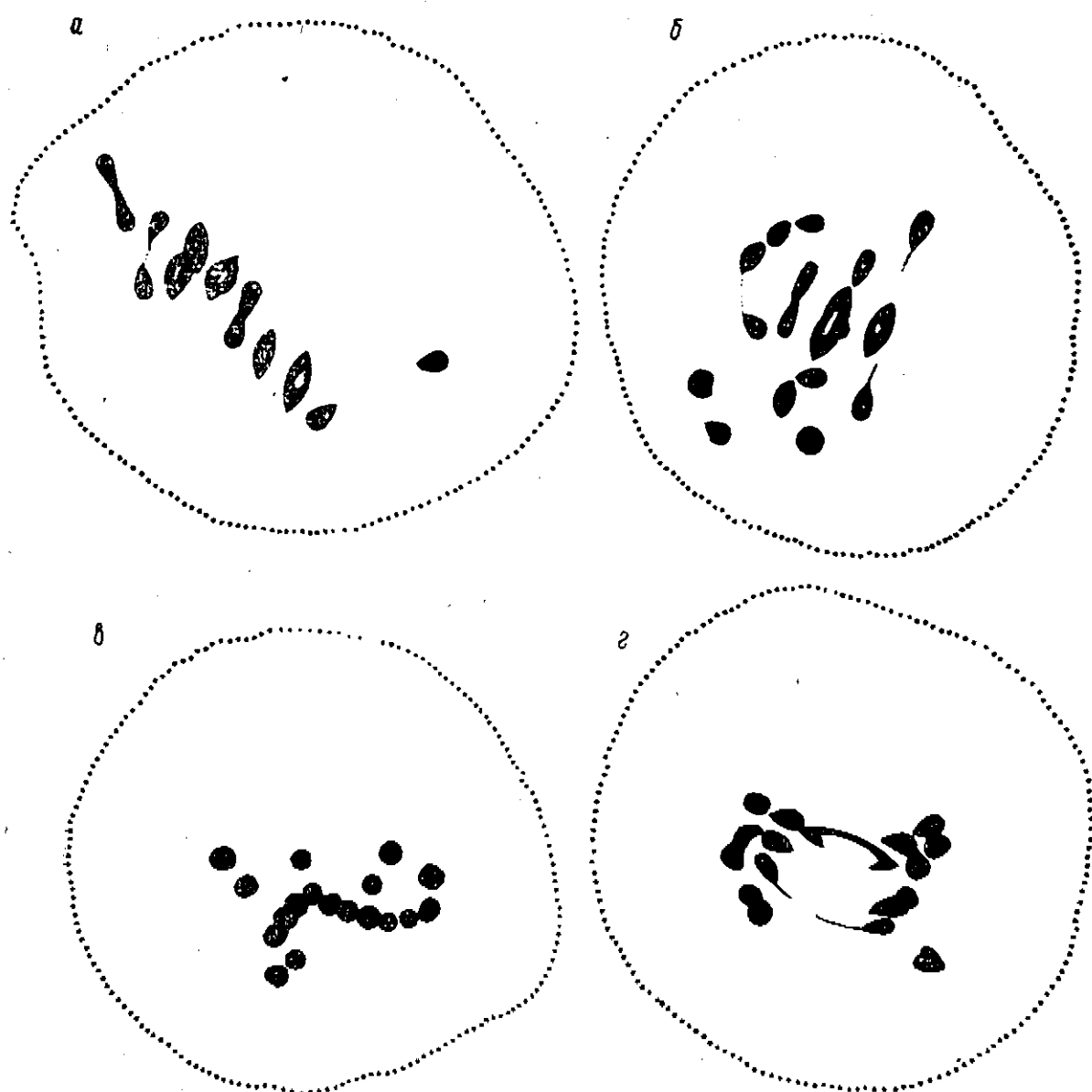


Рис. 2. Мейотические пластинки в материнских клетках пыльцы на стадии метафазы I у линии ЛС-337/24 (а) и линии ЛС-337/25 (б, в, г)

Виды „убсгающие“ хромосомы (а), униваленты (б), нерасхожденные хромосом (в), „мост“ и лаггард (г).

Другой не менее важной характеристикой мейоза в диакинезе и в метафазе I у инбредных линий является наличие палочкообразных бивалентов. Растения сортовой популяции, как правило, не имеют таких бивалентов. Среднее число палочкообразных бивалентов в МКП у популяции равно 0,29, т. е. некоторые МКП имеют один такой бивалент. У линий «желто-зеленой» и «нормально-зеленой» средняя встречаемость таких бивалентов соответственно равна 0,94 и 1,70 (см. табл. 2). Число палочкообразных бивалентов колеблется от 0 до 3 на клетку у «желто-зеленой» и от 0 до 6 у «нормально-зеленой» линий; у последней линии каждая МПК имеет один такой бивалент.

В метафазе I среднее число палочкообразных бивалентов равно 0,6 у исходной популяции, 3,08 — у «желто-зеленой» и 3,40 у «нормаль-

Таблица 2

Средняя частота хиазм в диакинезе у инбредных линий (I_7 и I_{10}) и сорта редиса

Наименование сорта и линий	Год и положе- ние	Число МКП	Бивалентов на МКП				Число хиазм на МКП	σ	t_{diff} к сорту	Число терми- нализ. хиазм на МКП	σ	t_{diff} к сорту	Коефф. термина- лизации хиазм
			кольцевидных		палочковидных								
			число	lim	число	lim							
Сорт Сакса	1967	50	8,80	7—9	0,20	0—2	$20,23 \pm 0,15$	1,06	—	$13,32 \pm 0,24$	1,69	—	0,65
ЛС-337/25	I_7	50	7,30	3—9	1,70	0—6	$17,31 \pm 0,23$	1,62	9,43	$11,82 \pm 0,34$	2,40	3,65	0,68
ЛС-337/24	I_7	50	8,06	6—9	0,94	0—3	$18,26 \pm 0,20$	1,41	7,76	$12,30 \pm 0,27$	1,90	3,00	0,67
Сорт Сакса	1971	75	8,60	7—9	0,40	0—2	$19,69 \pm 0,10$	0,88	—	$12,82 \pm 0,17$	1,49	—	0,65
ЛС-337/25	I_{10}	80	6,98	4—9	2,02	0—5	$16,45 \pm 0,12$	1,11	21,60	$11,23 \pm 0,16$	1,50	6,60	0,68
ЛС-337/24	I_{10}	81	6,77	5—9	2,23	0—4	$15,80 \pm 0,10$	0,96	27,60	$11,98 \pm 0,16$	1,47	3,65	0,75

Таблица 3

Средняя частота хиазм в метафазе I у инбредных линий (I_7 и I_{10}) и сорта редиса

Наименование сорта и линий	Год и поколение	Число МКП	Бивалентов на МКП				Число хиазм на МКП	σ	t_{diff} к сорту	Число терминали- зов. хиазм на МКП	σ	t_{diff} к сорту	Коефф. терминализа- ции хиазм
			кольцевидных		палочковидных								
			число	lim	число	lim							
Сорт Сакса	1967	30	8,40	7—9	0,60	0—2	$17,40 \pm 0,10$	0,54	—	$15,90 \pm 0,10$	0,54	—	0,91
ЛС-337/25	I_7	35	5,60	3—9	3,40	0—6	$14,60 \pm 0,19$	1,12	13,41	$13,70 \pm 0,21$	1,24	9,56	0,94
ЛС-337/24		25	5,92	5—9	3,08	0—5	$14,90 \pm 0,16$	0,80	13,45	$13,80 \pm 0,16$	0,80	11,06	0,93
Сорт Сакса	1971	75	8,28	7—9	0,72	0—2	$17,28 \pm 0,07$	0,65	—	$15,44 \pm 0,13$	1,09	—	0,89
ЛС-337/25	I_{10}	80	6,05	4—9	2,95	1—5	$14,32 \pm 0,13$	1,25	21,14	$13,81 \pm 0,11$	1,05	10,86	0,97
ЛС-337/24		81	4,97	4—9	4,03	1—5	$13,74 \pm 0,12$	1,08	27,23	$13,59 \pm 0,12$	1,13	10,27	0,98

но-зеленой» линий. Число таких бивалентов колеблется соответственно от 0 до 2 у сортовой популяции, от 1 до 4 у «желто-зеленой» и от 1 до 6 у «нормально-зеленой» линий.

Не менее важные различия выявлены между сортом и инбредными линиями по коэффициенту терминализации хиазм. Величина коэффициента терминализации в диакинезе у сортовой популяции несколько меньше — 0,65 в 1967 и 1971 гг., чем у линий — 0,67—0,75 (табл. 2). В метафазе I коэффициент приближается к единице и составляет в 1967 и 1971 гг. — 0,89 и 0,91 у сорта и 0,93—0,98 у линий (табл. 3). Таким образом, у инбредных линий на каждой мейотической стадии терминализовано относительно большее число хиазм, чем у сорта, что свидетельствует о менее плотной конъюгации хромосом у линий.

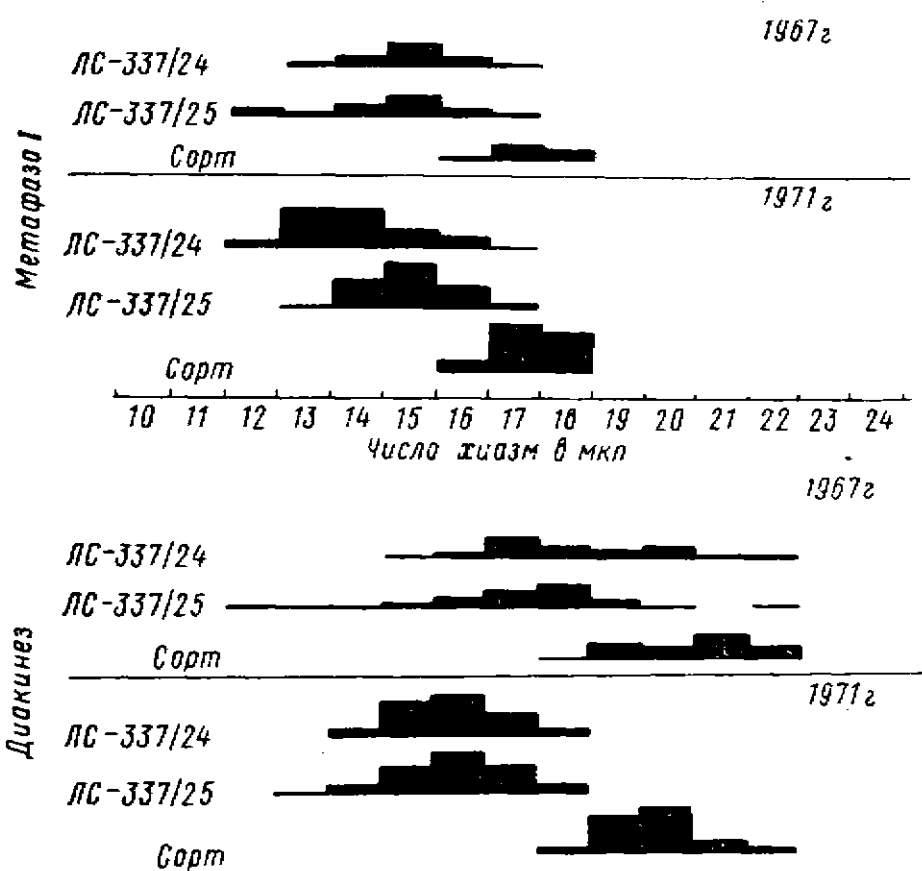


Рис. 3. Гистограмма распределения частот показателей числа хиазм на МКП у линий и сорта Сакса в диакинезе и в метафазе I.

Обращает на себя внимание еще одно отличие сортовой популяции от инбредных линий — большая степень изменчивости по числу хиазм у линий: большее число классов изменчивости числа хиазм и соответственно большие значения среднего квадратического отклонения (табл. 2 и 3). Так, в диакинезе число классов с разным количеством хиазм у сортовой популяции равно 5, у линий — 8 и 10. Наибольшие значения частот числа хиазм у сорта падают на классы 19, 20 и 21 хиазма на МКП, а у линий — 17, 18 и 19 хиазм (рис. 3).

Подобная картина наблюдалась и в метафазе I: число классов по количеству хиазм у сорта — 3, у линий — 5 и 6, модальными классами у сорта являются классы 17 и 18 хиазм на МКП, а у линий — 14 и 15. Кроме того, для линий характерно асимметричное распределение частот этого признака. Тот же тип распределения хиазм справедлив и для терминализованных хиазм в метафазе I.

Обсуждение. Редис является типичным перекрестноопыляющимся растением, биология воспроизведения которого формировалась в процессе эволюции и селекции. В популяциях редиса стабилизировался определенный уровень числа хиазм, имеющий значения для ча-

стоты рекомбинаций в популяции и нормального распределения хромосом в мейозе, что ведет и к оптимальному уровню фертильности.

В сортовых популяциях редиса стабилизация определенного типа конъюгации хромосом и их распределение в ходе мейоза, возможно, обеспечиваются гетерозиготностью особей популяции. Именно вследствие этого при инбридинге из сортовой популяции выделяются линии с нарушенной генетической системой. Изученные нами инбредные линии редиса ЛС-337/24 и ЛС-337/25 имеют меньшую фертильность (Полякова и др., 1967) и значительные нарушения в ходе мейоза. Нами наблюдались неправильная ориентация бивалентов, наличие лаггардов, формирование «мостов» без фрагментов, нерегулярная ориентация хромосом в метафазе I. Эти нарушения в сортовой популяции встречались значительно реже, чем у линий.

Снижение частоты хиазм у инбредных линий по сравнению с сортом ранее было описано для ржи, кукурузы и ежи сборной, нам удалось показать это и для редиса. Следствием снижения частоты хиазм являются, очевидно, и палочковидные биваленты. Особенностью этого признака, а именно частоты хиазм, у линий оказался несимметричный тип распределения частот. Это указывает на нестабильность поведения хромосом, вызванную нарушением генетической системы воспроизведения. Для стабилизировавшейся системы, возможно, более характерным будет нормальный тип распределения частот признака — частота хиазм.

Можно согласиться с мнением Зечевич (Zečević, 1960, 1961) и др. о том, что снижение частоты хиазм у инбредных линий может служить цитологическим индикатором появления гомозиготности в процессе инбридирования аллогамных видов. Очевидно, что нарушение системы воспроизведения ведет к нарушению сбалансированной генетической регуляции мейоза, а нарушение в ходе мейоза при изменении генотипа особей свидетельствует о наличии генетического контроля мейотических процессов. Но вопрос о генетических механизмах его регуляции остается нерешенной проблемой. Обсуждая возможные типы контроля мейотических процессов, в том числе и признака числа хиазм, авторы предполагают полигенность признака и сложное взаимодействие неаллельных генов в процессе его реализации (Riley a. Law, 1965; Riley, 1966; Соснихина, 1974, и др.). Это подтверждает положение о том, что в исходной популяции оптимальный уровень числа хиазм поддерживается гетерозиготностью. Однако малая частота выделения линий с оптимальным, характерным для популяции числом хиазм говорит о сложном генетическом контроле этого признака.

Выводы

1. У инбредных линий редиса (ЛС-337/24 и ЛС-337/25) в отличие от растений сорта Сакса мейоз в материнских клетках пыльцы (МКП) характеризуется значительным числом аномалий: неправильной ориентацией бивалентов, присутствием большего числа палочковидных бивалентов в метафазе I, наличием «мостов» без фрагментов и нерегулярным расхождением хромосом в анафазе I.

2. Показано, что у инбредных линий частота хиазм в диакинезе и метафазе I значительно ниже, чем у растений исходного сорта. Изученные линии отличались от сорта и между собою по числу хиазм на материнскую клетку пыльцы (МКП) и на бивалент, а также по коэффициенту терминализации хиазм и степени изменчивости этих показателей.

3. Различия по коэффициенту терминализации между сортом и линиями свидетельствуют о менее плотной конъюгации хромосом у ин-

инбридных линий; эта особенность хода мейоза в совокупности с другими аномалиями может быть одним из факторов, снижающих фертильность инбридных линий редиса.

Summary

A study of meiosis has been carried out in the varietal population of radish, known as "Saxa" (*Raphanus sativus* L. var. *radicola*) and in two of its inbred lines. The meiosis in the inbred lines, in contrast to that in the normal population is characterised by considerable abnormalities in its behaviour, such as: bad orientation of bivalents, presence of more rod shaped bivalents at metaphase-I, presence of "bridges" without fragments and irregular segregation of chromosomes at anaphase-I.

It has also been shown that the mean chiasma frequency in the inbred lines is considerably lower than in the original population.

These inbred lines differ from the varietal population as well among themselves in chiasma frequency per pollen mother cell (PMC) and per bivalent; and also in the coefficient of terminalisation of chiasma and the degree of these indexes. Difference in the coefficient of terminalisation of chiasma between the varietal population and the inbred lines may be an evidence of lesser degree of chromosome pairing in the inbred lines; this peculiarity in the meiotic behaviour in combination with other abnormalities may be one of the factors responsible for lowering the fertility in the inbred lines of radish.

ЛИТЕРАТУРА

- Кахидзе Н. Т. Мейоз у инцухтной ржи. — ДАН СССР, 1939, т. 25, № 1, с. 69—71.
- Лобашев М. Е. Генетика в Ленинградском университете. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1961, вып. 1, с. 3—18.
- Нарбут С. И. Об изменчивости плодовитости у редиса при инцухте. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1961, вып. 1, с. 139—146.
- Нарбут С. И. Разложение сортовых популяций редиса путем инбридинга. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1961, вып. 1, с. 90—99.
- Нарбут С. И. Генетическая опухоль у редиса, полученная при инбридинге. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1967, № 15, с. 144—149.
- Нарбут С. И., Васильева В. Е., Евстигнеева Т. А. Изучение спонтанной пигментной мутации редиса. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1971, № 9, с. 108—116.
- Полякова Т. Ф., Нарбут С. И., Кожина Т. Н. Изучение мейоза у инбридных линий редиса и их реципрокных гибридов. — «Генетика», 1967, № 4, с. 157—160.
- Соснихина С. П. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе у инбридных линий диплоидной ржи. I. Число хиазм. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1974, вып. 5, с. 112—119.
- Blanco J. L. Meiotic abnormality in relation with inbreeding. — Hereditas, 1949, Proc. 8th Intern. Congr. (Suppl.), No 35, p. 538—553.
- Clark F. G. Cytological and genetical studies of sterility in the inbred and hybrid maize. — Bull. conn. agric. exptl. st., 1942, No 465, p. 705—726.
- Darlington C. D. a. Mather K. The elements of genetics. London, 1949.
- Darlington C. D. The working units of heredity. — Hereditas, Suppl., 1949, p. 189—200.
- Darwin C. The effects of self and cross fertilization in vegetable kingdom. London, 1876.
- Fisher R. A. The theory of inbreeding. Edinburgh, 1949.
- Frost S. Pollen sterility, kernel weight and protein contents in some inbred lines of rye. — Hereditas, 1963, vol. 49, p. 335—339.
- Jones D. F. Continued inbreeding in maize. — Genetics, 1939, No 24.
- Jones G. H. The control of chiasma distribution in rye. — Chromosoma, 1967, vol. 22, No 1, p. 69—90.
- Jones G. H. Meiotic errors in rye related to chiasma formation. — Mutation res., 1968, vol. 5, p. 385—395.
- Jones G. H., Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. VIII. Distribution of chiasma within pollen mother cells. — Hereditas, 1964, vol. 19, p. 719—730.
- Lamm R. Cytological studies in inbred rye. — Hereditas, 1936, vol. 22, p. 217—240.
- Mather K. Crossingover. — Biol. revs., 1939, vol. 13, p. 252—292.
- Muntzing A. On the causes of inbreeding generations. — Archiv. d. Julius Klaus. Stiftung Ergänzungsband zu., 1945, vol. 20, p. 153—163.
- Muntzing A. A case of preserved heterozygosity in rye, in spite of long continued inbreeding. — Hereditas, 1964, vol. 50, p. 377—413.
- Muntzing A. a. Akdik S. Cytological disturbances in the first inbred generations of rye. — Hereditas, 1948, vol. 34, p. 485—509.

- Myers W. M. Increased meiotic irregularities and decreased fertility accompanying inbreeding in *Dactylis glomerata*. L. — Genetics, 1949, vol. 28, p. 383—397.
- Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. Inbred lines. — Heredity, 1955, vol. 9, p. 93—116.
- Rees H., Thompson J. B. Localization of chromosome breakage at meiosis. — Heredity, 1955, vol. 9, p. 399—407.
- Rees H. a. Thompson J. B. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes. — Heredity, 1956, vol. 10, p. 409—428.
- Rees H., Thompson J. B. a. Lawrence C. Genotypic control of the chromosome behaviour in rye. V. The distribution of chiasma between pollen mother cells. — Heredity, 1958, vol. 12, p. 101—111.
- Rees H. Genotypic control of chromosome form and behaviour. — Bot. revs., 1961, vol. 27, p. 288—318.
- Riley R. Genetics and regulation of chromosome behaviour. — Scient. progr., 1966, vol. 54, No 214, p. 193—207.
- Riley R. a. Law C. N. Genetic variation in chromosome pairing. — Adv. genet., 1965, vol. 13, p. 57—114.
- Sybenga J. Inbreeding effects in rye. — Z. Vererb., 1958, vol. 89, p. 338—354.
- Zečević L. M. Cytological studies of inbred lines of maize (*Zea mays* L.). I. Chiasma frequency at diplotene. — Zbornik radovo biolski Institut. N. R. Srbija. Beograd, 1960, vol. 4, No 1, p. 1—32.
- Zečević L. M. Cytological studies of inbred lines of maize (*Zea mays* L.). II. Chiasma frequency at diakinesis. — Zbornik radovo biolski Institut. N. R. Srbija. Beograd, 1961, vol. 5, No 1, p. 1—43.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПОВЕДЕНИЯ ХРОМОСОМ В МЕЙОЗЕ У ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ ДИПЛОИДНОЙ РЖИ. I. ЧИСЛО ХИАЗМ

С. П. Соснихина

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

В лаборатории генетики и цитогенетики растений создана генетическая коллекция инбредных линий диплоидной ржи. Линии автофертильны в разной степени, а кроме того маркированы одним или несколькими рецессивными генами, что обеспечивает широкие возможности для использования их в генетических исследованиях (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1971). Например, наличие таких линий позволяет получать гомозиготы по доминантным генам, проводить генетический анализ летальных признаков и использовать линии для изучения генетической структуры популяций.

Для успешного проведения таких исследований необходимо всестороннее изучение самих инбредных линий, их морфологии, наследования отличительных признаков и цитологических особенностей, в том числе и характера протекания мейоза. Отклонения от нормального хода мейоза могут влиять на фертильность и наследование отдельных признаков. Особенно важным представляется изучение числа хиазм в мейозе, так как от распределения частоты хиазм может зависеть сохранение бивалентов в *M1* и правильное расхождение хромосом в *A1*, что необходимо для образования нормально функционирующих гамет. Кроме того, число хиазм является одним из главных факторов, регулирующих степень комбинативной изменчивости в популяции. Очевидно, что этот признак является адаптивным и, следовательно, должен генетически контролироваться.

В отношении изучения закономерностей образования хиазм рожь относится к наиболее исследованным объектам (Mather a. Lamm, 1935; Lamm, 1936; Кахидзе, 1939; Müntzing a. Akdik, 1948; Rees, 1955; Rees